УДК 595.121.55

А. А. Спасский

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ И СОСТАВЕ СЕМЕЙСТВА APLOPARAKSIDAE (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

Семейство Aploparaksidae Mayhew, 1925 — довольно крупная и своеобразная группа ленточных гельминтов, получившая глобальное распространение. Основная масса видов инвазирует гидрофильных птиц отряда Charadriiformes (кулики, чайки) и Anseriformes (гусиные). Среди них встречаются и патогенные гельминты домашних водоплавающих. Только отдельные виды, например, представители рода *Monorcholepis* Oschmarin, 1961, обитают в кишечнике сухопутных пернатых, преимущественно у дроздов. Аплопараксиды обильно представлены в сборах любой орнитогельминтологической экспедиции. Их наибольшее видовое разнообразие наблюдается в прибрежных районах Евразии и Северной Америки, а также в зоне тундры, где изобилие озер и болот создают благоприятные условия для гнездования водоплавающей и болотной птицы и еще не столь резко проявляется антропогенный пресс.

История изучения этой интересной группы цепней насчитывает более двух столетий, *Aploparaksis filum* (Goeze, 1782) (типовой вид) описан 210 лет тому назад. Аплопараксиды известны каждому цестодологу, но их систематика еще находится в стадии разработки, многие зарубежные специалисты заключают эту группу в рамки подсемейства гименолепидин, куда она совершенно не вмещается. В трудах отечественных авторов иногда фигурирует название Aploparaksinae, но и то лишь как подсемейство гименолепидид. Семейство Hymenolepididae в нашем понимании образует другую ветвь надсемейства Hymenolepidoudea Perrier, 1897 и четко отличается от аплопараксид и фимбриариид как морфологически, так и по характеру жизненного цикла. Эти три систематические группы достаточно обособились друг от друга, чтобы значиться в ранге семейств в надсемействе гименолепидоидей.

Род *Aploparaksis* Clerk, 1903 был описан 90 лет тому назад. В 1925 г. появилось в печати подсемейство Aploparaksinae Mayhew, 1925, которое вскоре было понижено в ранге до уровня трибы (Скрябин, Матевосян, 1941, 1945) семейства гименолепидид.

Впоследствии в ряде работ мы пытались восстановить подсемейство аплопараксин, но иностранные цестодологи его вновь и вновь сводили в синонимы подсемейства гименолепидин. Достаточно сказать, что ни в одной из зарубежных сводок ни подсемейство аплопараксин, ни одноименная триба не значатся среди валидных таксонов, а род *Aploparaksis* помещается в подсемейство Hymenolepidinae Perrier, 1897. В последних сводках (Wardle, McLeod et Radinovsky, 1974; Schmidt, 1988) подсемейство аплопараксин даже не упоминается.

В работе по таксономии гименолепидоидных цепней куликов и других гидрофильных птиц в 1975 г. в состав подсемейства аплопараксин мы включили роды *Aploparaksis* Clerk, 1903, *Wardium* Mayhew, 1925, *Limnolepis* Spassky, 1954, *Hybridolepis* Spassky, 1959, *Monorcholepis* Oschmarin, 1961, *Mackolepis* Spassky, 1962 и рассмотрели их видовой состав. К этому списку можно добавить роды *Dicranotaenia* Railliet, 1892, *Waedoides* Spassky, 1962. В той же работе мы перечисляем 12 подсемейств гименолепидоидных цепней, а через три года (Спасский, 1978) в надсемействе Hymenolepidoidea насчитали уже более 20 таксонов группы семейства, в том числе семейства Fimbriariidae Wolffhugel, 1898, Echinocotylidae Ariola, 1899, неудачно объединенные Фурманом (1932) и его учениками с семейством Hymenolepididae. Однако от классификации этой группы высших цестод мы воздержались за недостатком сведений об их эволюции.

По конфигурации крючьев к подсемейству аплопараксин близко подходит семейство Nematoparataeniidae Poche, 1926, о котором у цестологов возникали весьма противоречивые представления, а единого мнения о его таксономическом статусе так и не удалось достигнуть до самого последнего времени. О. Фурман выделил это семейство в самостоятельный отряд Aporidea Fuhrmann, 1934, который вскоре был сведен Вольффюгелем (1938) в синонимы отряда цепней Cyclophyllidea и нового подотряда Heterocyclophyllidea Wolffhugel, 1938, типовым таксоном которого избрано семейство нематопаратениид. Последнее, в свою очередь, попадает в синонимы семейства аплопараксид. Идентичность отрядов Aporidea и Cyclophyllidea подтверждается Гинецинской (1944), она сближает Nematoparataenia с Ophryocotylinae, которые в то время значились в семействе давенеид, и предлагает новый род *Apora* Gynetzinskaja, 1944, оказавшийся младшим синонимом *Gastrotaenia* Wolffhugel, 1938, типовой вид которого *G. cygni* Wolffhugel, 1948 обнаружен у южноамериканского лебедя *Cygnus melanocoryphus*. Она обращает внимание на сходство *Apora* (а следовательно и *Gastrotaenia*) с фимбриарией и помещает в семейство гименолепидид. Нематопаратения отошла к семейству Ophriocotylidae Fuhrmann, 1907, а *Gastrotaenia* (syn.: *Apora*) — к семейству Fimbriariidae Wolffhugel, 1898. Эти два семейства относятся к отряду Cyclophyllidea. Тем самым и по Гинецинской (1944) отряд Aporidea — младший синоним отряда цепней. Сходство в конфигурации короны крючьев нематопаратении и *Ophryocotyle* Friis, 1870, видимо, носит характер конвергенции, но против включения гастротении в семейство фимбриариид и надсемейство Hymenolepidoidea Perrier, 1897 трудно возражать. Во всяком случае принадлежность гастротении и нематопаратении к подотряду Hymenolepidata Skrjabin, 1940 не должна вызывать сомнения. Об этом говорит наличие у них сложного хоботкового аппарата, который служит надежным диагностическим признаком подотряда Hymenolepidata, что еще раз подтверждает мнение Вольффхюгеля (1938) об идентичности отрядов Aporidea и Cyclophyllidea.

Тем не менее канадские цестодологи (Wardle, McLeod, 1952) приводят отряд Aporidea в число валидных таксонов, а в семействе нематопаратениид называют два рода — типовой и *Gastrotaenia*.

Мы (1957, 1958) вынуждены были повторно поместить отряд Aporidea в синонимы отряда цепней. В последующих трудах отечественных авторов *Apora* и *Gastrotaenia* расцениваются как синонимы, а отряд Aporidea объединен с отрядом цепней. Принадлежность гастротении к одному семейству с нематопаратенией вызывает сомнение, учитывая существенные расхождения в строении сколекса, хоботковых крючьев и внутренних органов стробилы.

Матевосян и Окороков (1959) переописали ранее известный и широко распространенный у лебедей вид — *Nematoparataenia southwelli* Fuhrmann, 1934 под новым видовым названием *N. skrjabini* Mathevossian et Okorokov, 1959 (которое Галкин, 1988, вполне обоснованно считает синонимом предыдущего) и отнесли род *Nematoparataenia* к семейству гименолепидид, выделив ее в особое подсемейство. Последнее оказалось синонимом (Спасский, 1992) одноименного таксона, обоснованного Похе в 1929 г.

Видимо, не зная об упомянутой работе советских авторов и не разделяя мнение Гинецинской (1944), Ямагути (Yamaguti, 1959) восстановил отряд Aporidea, причем роды *Apora* и *Gastrotaenia* указал в составе семейства нематопаратениид в качестве валидных таксонов. В 1960, 1962, 1963 и последующие годы мы указывали род *Gastrotaenia* среди гименолепидиди.

Совершенно невероятную (и, на наш взгляд, неоправданную) ломку представлений о системе ленточных гельминтов и типа плоских червей в целом произвели Wardle, McLeod и Radinovsky (1974). Они разбили

класс цестод на два класса — Cotyloda и Eucestoda, объединив в первом из них отряды гирокотилид, амфилинид, кариофиллеид, псевдофиллид, выделили дифиллоботриид в отдельный отряд Diphyllidea, считая его новым. Остальных метамерных цестод они отнесли к классу Eucestoda, разбив группу высших цестод на 10 отрядов, из них 8 новых, в том числе отряд Aporia Wardle et al., 1974. Совершенно очевидно, что класс Cotyloda является объективным синонимом класса Cestodaria Monticelli, 1892, поскольку типовым таксоном в обоих случаях послужил отряд Gyrocotylidea Poche, 1926, а отряд Diphyllidea Wardle et al., 1974 — гомоним отряда Diphyllidea. Настоящие цестоды — обладатели шестикрючной личинки-онкосферы оказались в разных классах, а часть из них (псевдофиллиды) — в одном классе с гирокотилидами и амфилинидами, для которых характерна десятикрючная личинка — ликофора. В структуре класса Eucestoda, попадающему в синонимы класса Cestoidea Rudolphi, 1808 (которому не нашлось места в новой схеме классификации), также немало противоречий. Например, в ней, наряду с Cyclophyllidea, дается «новый» отряд Taeniidea, известный более ста лет. К тому же, эти отряды по существу — синонимы и содержат группы цепней, искусственно распределенных по двум отрядам. Например, в отряде Cyclophyllidea значится семейство Biuterinidae Meggitt, 1927, а близкие ему цепни семейства парутеринид включены в отряд тениид.

Несостоятельность этой новой системы еще более отчетливо выявляет новый отряд Aporia Wardle et al., 1974, который скомпонован из двух семейств — Nematoparataeniidae и Nippotaeniidae Yamaguti, 1939, не проявляющих между собой тесных родственных связей и представляющих в действительности два других отряда. Нематопаратения должна относиться к отряду Cyclophyllidea (=Taeniidea), хотя положение ее в системе высших цестод еще остается предметом обсуждения. Принадлежность гастротении к надсемейству Himenolepidoidea не вызывает сомнений. Ниппотенииды — паразиты костистых рыб. Некоторые авторы выделяют их в особый отряд Nippotaeniidea Yamaguti, 1939, но можно предполагать их общее с подотрядом Proteocephalata происхождение от предков филлоботреат (отряд Tetraphyllidea).

Выходит, что Wardle et al., (1974) распределили гименолепидоидных цепней между тремя отрядами: Cyclophyllidea, Taeniidea и Hymenolepididea Wardle et al., 1974.

В ряде публикаций, начиная с 1978 г., мы пытались устранить противоречия в систематике и таксономии метамерных цестод, записав отряды Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 и Hymenolepididea Wardle et al., 1974 в синонимы надсемейства Hymenolepidoidea Perrier, 1897, отряда цепней. Однако известный американский цестодолог Шмидт (Schmidt, 1986) эксгумировал отряд Aporidea и привел его в списке валидных таксонов класса цестод. В его составе он сохраняет одно семейство — нематопаратениид с тремя родами: *Nematoparataenia, Gastrotaenia* и *Apora*.

В определении места рода *Nematoparataenia* в системе цепней существенную роль сыграла работа Галкина (1988), который детально изучил строение сколекса половозрелых особей *Nematoparataenia southwelli* Fuhrmann, 1934 из тонкого кишечника лебедя-шипуна *Cygnus olor* с Куршской косы Балтийского моря. На хорошо выполненных рисунках он показал, что у этой цестоды хоботковый аппарат сложного строения и обладает глубоким коническим влагалищем, дно которого при втянутом хоботке может пересекать линию заднего края присосок. Его мощная мышечная стенка состоит из продольных и кольцевых волокон, как и у прочих гименолепидоидных цепней. Одновременно он подтвердил данные Матевосян и Окорокова (1959) о том, что многочисленные хоботковые крючья *N. southwelli* располагаются в один ряд, что характерно для надсемейства гименолепидоидей, и при рассмотрении в профиль вполне соответствуют аплопараксоидным (по определе-

нию Скрябина и Матевосян, 1942, 1945); а не молоткообразным, которые свойственны давенеидам.

Обсуждая систематическое положение нематопаратении, он приходит к вполне обоснованному выводу, что она не вписывается в семейство Hymenolepididae, но почему-то считает возможным сохранить ее в составе подотряда Davaineata Skrjabin, 1940.

Учитывая особенности строения и биологии нематопаратений и гастротений и изложенное выше мнение Гинецинской (1944), мы их относим к разным семействам гименолепидоидей. Гастротению рассматриваем в семействе Fimbriariidae Wolffhugel, 1898, восстановленном канадскими авторами (Wardle et al., 1974), и в подсемействе Echinocotylinae Ariola, 1899, а семейство Nematoparataeniidae Poche, 1926 объединяем с Aploparaksinae Mayhew, 1925. При этом, по закону приоритета, правомочным оказывается Aploparaksidae Mayhew, 1925. В итоге в структуре надсемейства гименолепидоидей выявляются три семейства: Hymenolepididae Perrier, 1897, Fimbriariidae Wolffhugel, 1898 и Aploparaksidae Mayhew, 1925, а в составе последнего — два подсемейства — Aploparaksinae Mayhew, 1925 и Nematoparataeniinae Poche, 1926.

Подсемейство аплопараксин подразделяется на трибы: 1) Aploparaksini Mayhew, 1925, включающая роды *Aploparaksis* Clerc, 1903, *Decacanthus* Yamaguti, 1959, *Hybridolepis* Spassky, 1959, *Limnolepis* Spassky et Spasskaja, 1954, *Mackolepis* Spassky, 1962, *Monorcholepis* Oschmarin, 1961, *Tanureria* Spassky et Jurpalova, 1968, *Wardium* Mayhew, 1925 и, возможно, *Chimaerolepis* Spassky et Spasskaja, 1972 и *Wardoides* Spassky, 1962; 2) Dicranotaeniini, tr. n. с типовым родом *Dicranotaenia* Railliet, 1892. Отличительной чертой строения дикранотениин служит наличие внутреннего добавочного мешочка, способного выворачиваться наизнанку, образуя покрытый шипиками циррусообразный вырост.

Галкин А. К. О строении сколекса цестоды Nematoparataenia southwelli (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология.— 22, № 6.— 1988.— С. 464—470.

Спасский А. А. Краткий анализ системы цестод. Ceskoslovenska parasitologie.— Praha, 1958.— 5, № 2.— P. 163—171.

Спасский А. А. О филогении и систематике гименолепидоидных цепней (Cestoda: Cyclophyllidea) // Изв. АН РМ. Сер. биол.— 1992.

Schmidt G. D. Handbook of tapeworm identification.— Boca Raton: CRC Press. Inc., 1986.— 675 p.

Институт зоологии и физиологии АН Молдовы
(277028 Кишинев)

Получено 02.01.92

Про таксономічний статус та склад родини Aploparaksidae (Cestoda, Cyclophyllidea). Спаський А. А.— Вестн. зоол., 1992, № 3.— Коротка історія вивчення та складу родини Aploparaksidae Mayhew, 1925, яка переводиться з підряду Davaineata до надродини Hymenolepidoidea (підряд Hymenolepida), об'єднується з родиною Nematoparataeniidae Poche, 1926 і підрозділяється на 2 надродини: Aploparaksinae і Nematoparataeniinae. Ряди Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 і Hymenolepididea Wardle et al., 1974 синонімізуються з надродиною Hymenolepidoidea Perrier, 1897, яка підрозділяється на 3 родини: Hymenolepididae, Fimbriariidae і Aploparaksidae. Рід *Nematoparataenia* разом з іншими гіменолепідоїдними ціп'яками відноситься до родини Aploparaksidae, а *Gastrotaenia* — до Fimbriariidae.

On the Taxonomic Status and Content of the Family Aploparaksidae (Cestoda, Cyclophyllidea). Spassky A. A.— Vestn. zool. 1992, N 3.— A brief research history and contents of the family Aploparaksidae Mayhew, 1925, transferred from suborder Davaineata to superfamily Hymenolepidoidea (suborder Hymenolepida), united with Nematoparataeniidae Poche, 1926, and subdivided into 2 subfamilies: Aploparaksinae and Nematoparataeniinae. Orders Aporidea Fuhrmann, 1934, Aporia Wardle et al., 1974 and Hymenolepididea Wardle et al., 1974 are sunk in synonymy of Hymenolepidoidea Perrier, 1897, which are subdivided into 3 families: Hymenolepididae, Fimbriariidae and Aploparaksidae. The genus *Nematoparataenia*, together with other hymenolepidoid flatworms, is assigned to Aploparaksidae, and *Gastrotaenia* — to Fimbriariidae.